Sur les causes de la sporulation des Rouilles et du *Puccinia Malvacearum* Mont. en particulier;

PAR M. L. BLARINGHEM.

Le désir de compléter[1] une enquête sur le parasitisme de la Puccinie des Malvacées et des espèces du genre *Althæa* en particulier, celui de me rendre compte, dans des conditions parfaitement définies, des circonstances qui président à l'apparition soudaine, ou tout au moins périodique, de ces colonies de pustules jaunes caractéristiques d'une infestion intense m'ont fait réaliser une série d'expériences dont les résultats me paraissent éclairer le problème de la sporulation des Rouilles en général.

J'ai voulu me rendre compte, d'abord, de la facilité avec laquelle on peut infester des jeunes plantules d'*Althæa rosea* avec des spores fraîches du *Puccinia Malvacearum*. Les essais de divers auteurs (Cornu, Ihne, Reess et Kellermann) et surtout de M. Eriksson[2] montrent que l'infestion des plantes adultes est possible pendant une grande partie de l'été, en juin et en juillet, et surtout en septembre-octobre. Dans des semis en cuvettes, protégées par les verres d'un chassis de couche, et sur de jeunes plantules portant de 2 à 5 feuilles épanouies, je n'ai pu obtenir après inoculation en mai-juin 1912, aucune infestion se traduisant par l'apparition de sores dans la période de vingt jours, considérée comme nécessaire à l'évolution du parasite par divers auteurs. Par contre des semis tardifs faits en plein air en juin 1912, dans une plate-bande très ensoleillée de l'enclos du Laboratoire de Chimie végétale de Bellevue (Seine-et-Oise) m'ont donné sans inoculation des plantules qui, au début de juillet, offraient des pustules sur leurs premières feuilles. Douze jours après la germination, on pouvait noter les premiers sores peu nombreux; quatre semaines après la germination, les plantules les plus fortes, pourvues de 4 feuilles bien étalées et de 2 feuilles jeunes, ayant encore leurs cotylédons, étaient couvertes de pustules de Rouille. Dans un Mémoire

1. BLARINGHEM (L.), *Observations sur la Rouille des Guimauves* (Puccinia Malvacearum Mont.), Bull. Soc. bot. de France, 1912, t. LIX, p. 765.

2. ERIKSSON (J.), *Der Malvenrost, seine Verbreitung, Natur und Entwickelungsgeschichte*. Kon. Svenska Akad. Hand., t. 47, n° 2, 1911, 125 p. in-4° et 6 planches.

antérieur[1], j'ai représenté par des photographies les plantules atteintes à ces deux stades.

*
* *

Il me paraît nécessaire de fournir maintenant quelques renseignements sur les idées directrices de mes expériences, à la fois pour les éclairer par des discussions nécessaires à la mise au point de ces problèmes délicats et aussi pour en montrer la portée et la généralité.

Les travaux de M. G. Klebs sur les conditions de la croissance végétative ou de la reproduction chez les végétaux inférieurs m'ont fourni l'image la plus claire de ce qui se passe, à mon avis, dans l'hôte attaqué par la Rouille.

En 1895, M. G. Klebs[2] montra que certaines Algues filamenteuses, telles que les *Œdogonium,* fournissent toujours un essaim de zoospores, lorsque succède à une période de croissance rapide, un changement important et subit dans les conditions extérieures. Dans cette substitution d'organes de propagation à des organes filamenteux purement végétatifs, les variations d'intensité de la lumière jouent un rôle capital; la lumière agit sur les prothalles et les protonémas; elle paraît d'ailleurs indispensable à la production des éléments sexués des Fougères, à la formation de la tige feuillée des Mousses. Ces notions très claires deviennent beaucoup plus confuses dans l'ouvrage principal[3], publié par M. Klebs en 1896, qui est souvent seul interprété; l'influence de la lumière y est examinée par comparaison avec la nourriture, avec l'humidité, avec la température, avec la constitution chimique du substratum (organique et inorganique), etc..., et l'auteur constate encore que les organes sexués des *Vaucheria repens* et *clavata* n'apparaissent que par l'action directe de la lumière. La dernière partie de ce Mémoire, consacrée à l'étude des Champignons est moins nette; pourtant, les conditions de formation des conidies et des périthèces de l'*Eurotium repens* y sont assez précisées pour que l'auteur réussisse à provoquer le mode de multiplication végétative qu'il désire.

1. Blaringhem (L.), L'*hérédité des maladies des plantes et le Mendélisme*. Rapport au premier Congrès international de Pathologie comparée, 17 octobre 1912, p. 250-312. Voir fig. 11, p. 293.
2. *Ueber einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung*, 26 p., Iéna, 1895.
3. *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einiger Algen und Pilzen.* Iéna, 1896, 543 p. et 3 pl.

Le troisième Mémoire paru en 1898 est consacré à l'étude de la formation des sporanges ou des zygotes du *Sporodinia* [1], que M. Klebs réussit à cultiver en saprophyte; sur ce matériel, il montre les effets parfois opposés d'aliments sucrés de même concentration et isomères : les zygotes sont obtenus avec la glycérine, la mannite, la dulcite, la glucose, la lévulose, la galactose, le sucre de canne, la galtose, la dextrine; on n'obtient des sporanges qu'avec l'erythrite, l'arabinose, l'isodulcite, la sorbite, la sorbinose, la raffinose, l'inuline, la lichénine, le glycogène... Les proportions sont d'ailleurs variables et la formation de zygotes, qui exige de 0,5 à 1 p. 100 de glucose ou de dulcite, ne sera atteinte qu'avec 1 à 2 p. 100 de lévulose et de mannite, 3 à 4 p. 100 de sucre de canne et de maltose, 4 à 5 p. 100 de galactose et de glycérine, etc... Il faut d'ailleurs tenir compte des corps accessoires ou ajoutés à la solution; les acides faibles à la concentration de 1 p. 100 sont capables d'empêcher complètement la formation des sporanges... La lumière facilite la formation des sporanges, sans doute parce qu'elle active la transpiration.

Ces indications suffisent pour montrer combien est complexe le problème de la production à volonté, en tubes stériles, de certains modes de reproduction d'un Champignon bien défini qu'on sait élever sur des milieux nutritifs de composition chimique connue; les divers Champignons étudiée par M. Klebs (*Eurotium repens*, *Sporidinia grandis*, *Saprolegnia mixta*, 1898) ne se comportent pas du tout de la même façon et on ne peut avoir que des indications générales sur les réactions possibles dans chaque cas particulier.

Ces difficultés augmentent nécessairement lorsqu'il s'agit, comme je l'ai fait, de faire apparaître une forme de reproduction, qui heureusement est unique chez le parasite de la Rose trémière croissant en liberté.

J'ai constaté ce qui suit :

« L'élevage de graines stérilisées extérieurement d'*Althæa rosea* en « tubes stériles contenant la solution Knop, liquide ou additionnée de « gélose, ne m'a donné aucune plantule pourvue de pustule de Rouille; « l'addition de 5 p. 100 de glucose à la solution nutritive fait apparaître

1. *Zur Physiologie der Fortpflanzung einigen Pilze.* I. Sporodinia grandis *Link*. Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot., t. XXXII, p. 1-70.

2. Blaringhem (L.). *Sur la transmission héréditaire de la Rouille chez la Rose trémière* (Althæa rosea). Compt. Rend. Acad. des Sciences, 1913, t. CLVII, p. 1536-1539.

« les pustules sur les cotylédons quelques jours avant leur dessiccation; « l'addition de 5 p. 100 de saccharose à la solution nutritive donne des « plantules plus vigoureuses, plus trapues et plus vertes, et les pustules « apparaissent sur la première feuille, à l'époque de la dessiccation. Les « proportions de glucose et de saccharose ont été calculées de façon « que la plantule se trouve en milieu pauvre en eau physiologique « (Schimper).

« Les expériences, faites avec les graines de deux lignées de Rose « trémière très attaquées par la Rouille, récoltées depuis un an seule- « ment, ont été poursuivies dans la serre de la Station de Chimie végé- « tale de Bellevue, bien exposée à la lumière et très aérée. Il importe, « je crois, de réaliser un éclairage aussi intense que possible, toujours « atténué par les parois en verre des tubes de culture, pour conduire les « essais au résultat indiqué plus haut. »

Pour compléter cette démonstration, je rappelais les résultats de l'enquête dont il a été question plus haut, montrant elle aussi l'influence de l'éclairement sur la sporulation.

Tous les termes de ma communication ont été choisis de façon à ne pas préjuger des résultats d'expérience ultérieures. On peut imaginer des milliers de façons de faire apparaître les spores du *Puccinia Malvacearum* sur les jeunes plantules d'*Althæa rosea*, ce que j'ai dit des travaux de M. Klebs montre bien dans quels sens il fallait diriger les essais.

*
* *

La constitution chimique du substratum peut et doit jouer un rôle; je considère cependant ce point de vue comme secondaire dans le cas particulier qui nous occupe. La plante *Althæa rosea* se charge en effet de prendre au milieu de culture les aliments qu'elle transformera en ses propres sucres, en ses propres acides, qui, si l'on en juge par la spécialisation du parasite aux Malvacées, seront beaucoup plus facilement combinés dans la proportion convenable par les plantules de cette famille que par un physiologiste habile. Ce jugement n'est d'ailleurs pas définitif, et les belles expériences de Raulin, relatives à la découverte du milieu de culture le plus favorable à l'*Aspergillus niger*, font naître l'espoir qu'une série d'épreuves mettraient sans doute en évidence un ou quelques corps chimiques capables d'exalter l'activité reproductrice des *Puccinia*. Et comme ces recherches feraient con-

naître en même temps les corps chimiques capables d'atténuer la vitalité du Champignon, sans nuire à la plante hôte, on en déduirait peut-être des méthodes de protection plus ou moins efficaces dans la lutte contre le parasite. Les belles expériences de Bénédic Prévot sur le traitement de la Carie ont suggéré, entre autres traitements, celui que MM. J. Eriksson et C. Hammerlund ont proposé[1] récemment pour immuniser la Rose trémière comme sa Rouille; l'introduction prolongée de faibles doses de sulfate de cuivre dans les racines des plantes nourricières affaiblissent la vitalité du Champignon vivant à l'état latent dans l'intérieur des tissus. Il est possible qu'on trouve d'autres corps plus actifs, plus nocifs pour le champignon et moins nuisibles à l'économie générale de la plante hôte; les épreuves de différents composés chimiques faites à ce point de vue sont susceptibles d'applications pratiques fort importantes.

*
* *

Toutefois, il m'a semblé qu'il fallait plutôt chercher dans les phénomènes de physiologie cellulaire, les règles de l'apparition si brutale souvent des pustules de Rouille infestant par crises les végétaux cultivés, et c'est peut-être le point de vue le plus original que j'ai apporté personnellement dans l'étude du problème de la transmission des maladies par les semences.

« *Les proportions de glucose et de saccharose* (qui ont fait apparaître, dans les cultures décrites plus haut, les pustules de Rouille sur les jeunes plantules) *ont été calculées de façon que la plantule se trouve en milieu pauvre en eau physiologique* (Schimper).

M. Schimper[2] en effet a insisté sur le fait que le substratum liquide n'entraîne pas nécessairement une croissance analogue à celle des plantes aquatiques; les végétaux des mares salées, ceux du bord de la mer se comportent plutôt comme des plantes de terrains secs que comme des plantes aquatiques; leurs tissus s'épaississent et se chargent d'acides organiques, leur épiderme durcit et des épines remplacent souvent les

1. Eriksson (J.) et Hammerlund (C.), *Essais d'immunisation de la Rose trémière contre la maladie de la Rouille* (Puccinia Malvacearum Mont.). C. R. Ac. des Sciences, t. 158, 9 février 1914.

2. Schimper (W.), *Planzengeographie auf physiologischer Grundlage*, Iéna, 1898.

feuilles ou les rameaux. C'est que l'eau chargée de sels est un déshydratant du contenu cellulaire, comme l'ont surabondamment établi les travaux de M. Hugo de Vries[1] sur la turgescence des tissus et leur plasmolyse.

D'autre part M. Gœbel[2] et surtout M. W. Benecke[3] ont insisté sur les changements physico-chimiques qui distinguent, même chez les végétaux supérieurs, la période de croissance végétative et la période du développement des fleurs et des fruits; celle-ci, facilitée par une abondance de phosphates dans les tissus et par une pénurie de sels azotés, correspond en quelque sorte à un manque d'eau, tandis que la période de croissance végétative, se traduit, au point de vue de l'eau, par une évaporation excessive et, au point de vue de la composition chimique, par un excès d'éléments azotés.

Or, c'est dans l'intervalle de ces deux périodes que se produisent presque chaque année les crises graves de Rouille des Céréales; un peu avant la floraison, ou après l'épiaison, la maladie se développe en quelques jours, souvent même d'un jour à l'autre sur toute la superficie d'un champ, comme les agriculteurs l'observent parfois sur le Lin.

On a prétendu qu'il y avait contagion. Ce n'est pas la seule cause, ni même la véritable cause de ces explosions simultanées de spores de Rouilles, car *dans des cultures pédigrées de lignées de Céréales proches parentes*, dont les plantes se touchent et qui ont été récoltées pendant des années dans les mêmes conditions, semées le même jour et traitées exactement de la même manière, — *il apparaît des différences notables*, non pas toujours dans l'intensité de l'attaque, mais *dans les dates des attaques et ces dates sont graduées comme celles de la floraison*. On conçoit ainsi pourquoi les phénomènes de la sporulation des Urédinées sont beaucoup plus nets dans les cultures pédigrées expérimentales.

Je trouve, dans une autre expérience de Gœbel[4], l'explication de la crise de Rouille apparue très rapidement, à Bellevue, sur une Rose tré-

1. VRIES (H. DE), *Sur la perméabilité du protoplasma des Betteraves rouges*, Arch. néer. Sc. exact. et naturelles, 1871; *Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen*, Pringsheims's Jarhbuch., 1885.

2. GŒBEL (K.), *Organographie der Pflanzen*, Iéna, 1898, 2 vol.

3. BENECKE (W.), *Einige Bemerkungen über die Bedingungen des Blütens und Früchtens der Gewächse.* Bot. Zeit, t. 64 (1906), II, p. 97-164.

4. GŒBEL (K.), *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen*, Berlin, 1908, p. 116.

mière transportée indemne du Jardin de l'École de Pharmacie de Paris en juin 1912. « On sait, dit Gœbel que le *Picea excelsa* fleurit habituellement à 30-40 ans; mais les fleurs apparaissent beaucoup plus tôt chez les Epicéas qui sont repiqués; ils peuvent déjà fleurir à la taille de 1 mètre et demi, à l'âge de 4-10 ans, mais seulement lorsque, par le repiquage, on détermine une mutilation importante du système radiculaire. Celle-ci provoque une diminution dans l'absorption d'eau, un arrêt de la croissance végétative et une tendance à former des bourgeons floraux ».

C'est à des phénomènes physiologiques du même ordre que je ramenais, dans des communications antérieures, les circonstances favorables ou défavorables à l'apparition des spores de *Puccinia Malvacearum*, soit pour la plante indemne de l'École de Pharmacie transportée à Bellevue durant l'été 1912, soit pour accélérer l'apparition de la Rouille sur la plante restée indemne en 1912 de l'école de Botanique du Muséum d'histoire naturelle.

Et si, dès 1912, j'avais deviné les causes immédiates, et en apparence accidentelles, de l'infestion de la première plante, de l'apparente immunité de la seconde plante, c'est que j'étais préparé par la lecture des Mémoires que je viens de rappeler et surtout par un travail antérieur [1] à tenir compte du mouvement de l'eau dans la plante pour expliquer l'apparition de la sexualité, ou pour modifier cette sexualité même. Dans ma thèse de doctorat, à propos de l'*Action des traumatismes sur la sexualité du Maïs*, j'ai eu à examiner les relations entre l'abondance d'eau dans les tissus du Maïs et le déterminisme du sexe femelle « l'afflux de sève brute ou de solution saline détermine la sexualité des bourgeons ».

De même, le 6 mars dernier j'ai observé des pustules de *Puccinia Malvacearum* sur plusieurs plantes de Bellevue, les rares Roses trémières qui ont résisté à cause d'un abri, au gel violent du début de l'année (— 13 degrés centigrades dans la matinée du 24 janvier 1914). Les feuilles adultes de ces plantes avaient leurs bords flétris, détruits manifestement par le gel et s'effritaient en partie sous les doigts; les portions médianes des limbes d'un vert grisâtre et encore vivantes étaient indemnes de pustules de Rouille, et toutes les pustules

1. BLARINGHEM (L.), *Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité*. Paris, 1907, 260 p. et 8 planches doubles, 2e partie, p. 133-135.

fraîchement développées étaient échelonnées, comme des tumeurs non encore ouvertes sur la génératrice interne du pétiole foliaire. Ici aussi, il était manifeste que la maladie latente dans la plante pendant l'hiver très rude n'avait évolué que par une température plus favorable, mais *uniquement* sur les feuilles âgées, et même sur les pétioles de ces feuilles âgées et à demi détruites par la gelée. Les jeunes feuilles, tendres et à limbe à peine étalé, développées à partir de la souche depuis la période de gel étaient absolument indemnes, ce que j'attribue à la teneur en eau très élevée des jeunes tissus.

*
* *

Tous ces faits s'expliquent parfaitement si l'on tient compte des travaux de MM. Hugo de Vries et de Pfeffer sur les causes de la turgescence des tissus vivants. Le protoplasma se comporte comme une membrane à peu près semi-perméable, ne laissant filtrer que très lentement et en faible quantité les substances dissoutes, mais il est très perméable à l'eau. Lorsque le milieu extérieur, dans lequel se trouve placé un organe, a une pression osmotique plus forte que celle du suc cellulaire, l'eau traverse le protoplasma, s'échappe, tandis que la pression du suc cellulaire devient insuffisante pour maintenir le protoplasma contre la membrane, et il y a plasmolyse.

Un milieu nutritif riche en sels, ou en sucres, absorbé dans des circonstances d'éclairement alternatif intense ou faible (lumière du jour et de la nuit), une mutilation violente (déplantation supprimant les racines), ou même un froid intense déterminant le gel modifient notablement les proportions d'eau libre dans la plante. Il en est de même de cette accumulation de réserves qui précède dans toutes les plantes, et dans la Rose trémière en particulier, le développement d'un axe floral charnu et très vigoureux.

Une jeune plante desséchée par un milieu nutritif glucosé, ou une vieille feuille gelée, ou un axe floral bourré de réserves, telles sont les conditions les plus habituelles de l'explosion de la crise de Rouille. Si mon hypothèse est exacte, je réussirai à montrer, ce qui fait l'objet d'un travail en cours, que cette sporulation du *Puccinia Malvacearum* se produit lorsque les tissus

affectés ont une tension osmotique convenable entre des limites qu'il me reste à préciser.

En résumé pour les Rouilles, qu'il s'agisse d'une contamination directe par l'extérieur dont la fréquence est grande et dont je ne veux pas diminuer l'importance, ou du développement, dans les tissus internes et même dans les graines, d'un parasite parfaitement spécialisé à la plante affectée, on ne se rend compte de l'état maladif de la plante qu'à la période de sporulation. Cette période de sporulation dépend strictement des conditions extérieures qui retentissent, à mon avis, directement sur l'état de tension osmotique des tissus de la plante hôte et par là même placent le parasite croissant dans ces tissus dans l'état de déshydratation nécessaire à la formation de l'hyménium transformé bientôt en un sore de spores. La culture des Roses trémières sur des milieux sucrés, ou salés, la déshydratation des tissus par des mutilations des racines, le gel, et beaucoup d'autres moyens qu'il faut découvrir, jouent un rôle pour dissocier le complexe *Rose trémière* + *Puccinie* apparent seulement lorsque la Puccinie est sur le point de sporuler.

Cette communication donne lieu à quelques réflexions de la part de MM. Buchet, Dangeard et Lutz.

M. Gagnepain présente le dernier fascicule paru de la *Flore générale de l'Indo-Chine* et expose l'état actuel d'avancement de cette publication.